多胚发育寄生蜂腰带长体茧蜂在寄主亚洲玉米螟幼虫体内的发育

胡 建[1]，刘 峰[1,2]，张文庆[1,*]

（1. 中山大学，有害生物控制与资源利用国家重点实验室，广州 510275；
2. 北京大学，蛋白质工程及植物基因工程国家重点实验室，北京 100871）

摘要：多胚发育的幼虫内寄生蜂腰带长体茧蜂 *Macrocentrus cingulum* 的卵、胚胎和幼虫在寄主亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 幼虫血腔内发育，通常 1 枚卵可以分裂增殖为数百只胚胎。本文通过定时解剖寄生的寄主幼虫，初步了解了腰带长体茧蜂多胚的形成过程及其在寄主体内的发育情况。结果表明：以 4 龄末期亚洲玉米螟幼虫为寄主时，寄生蜂卵产入寄主体内 10 min 左右开始卵裂，1 天左右，初级胚胎从卵壳中被释放出来。之后胚胎在胚外膜内持续分裂产生大量二级胚胎形成桑葚胚。寄生后 3 天左右，二级胚胎从胚外膜中被释放出来，进入胚胎发育阶段。寄生后 6 天左右，胚胎进入胚带形成阶段。寄生后 8 天左右，胚带伸长，头尾形成。寄生后 9 天左右，身体分节完成，部分幼虫孵化，蜕去胚外膜。寄生后 13 天左右，蜂幼虫从寄主体内啮出。胚胎在发育初期体积变化不大，但从胚带形成开始，体积则迅速增大。腰带长体茧蜂与另一多胚发育寄生蜂佛州点缘跳小蜂 *Copidosoma floridanum* 在胚胎发育进程上明显不同，体现了它们对各自寄主的适应。

关键词：腰带长体茧蜂；亚洲玉米螟；内寄生蜂；多胚发育；胚胎

中图分类号： **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2008)02-0126-06

Embryonic development of polyembryonic *Macrocentrus cingulum* (Hymenoptera：Braconidae) in the hemocoel of host *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera：Pyralidae) larva

HU Jian[1]，LIU Feng[1,2]，ZHANG Wen-Qing[1,*] (1. Stake Key Laboratory of Biocontrol，Sun Yat-sen University，Guangzhou 510275，China；2. National Key Laboratory of Protein Engineering and Plant Genetic Engineering，Peking University，Beijing 100871，China)

Abstract：Eggs，embryos and larvae of wasp *Macrocentrus cingulum*，a species of polyembryonic endoparasitoid develop in the hemocoel of host，within which usually one egg of the wasp may cleave and proliferate into several hundred embryos. In this study，the course of the embryo formation and the development of the wasp in host body were observed through dissecting parasitized host larvae at regular time interval. When the late 4th instar larvae of *Ostrinia furnacalis* were used as host，wasp eggs began to cleave within eggshell in ten minutes after oviposition，and preliminary embryonic cells raptured out of the chorion in about 1 day after oviposition. Then the preliminary embryos cleaved into a large number of secondary embryonic cells within extroembryonic membrane to form morulae，and the secondary embryonic cells were released and initiated morphogenesis 3 days after oviposition. Embryos entered the formation of germband 6 days after oviposition，and then germband extended and head and tail were formed within two days. Embryos were fully segmented，and then the first instar larvae hatched out of the extraembryonic membranes about 9 days after oviposition. Mature larvae gnawed out of body wall of the host 13 days after oviposition. At early developmental stage，size of the embryos increased slowly，but rapidly after the formation of germband.

基金项目：国际科学基金(The International Foundation for Science)(C/3680-1)；国家自然科学基金项目(30500059)

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：lsszwq@mail.sysu.edu.cn

收稿日期 Received：2007-07-23；接受日期 Accepted：2007-12-17

Differences existed between *M. cingulum* and another polyembryonic endoparasitoid *Copidosoma floridanum* in the course of development in host hemocoel, and this may be due to their adaptation to specific hosts.

Key words: *Macrocentrus cingulum*; *Ostrinia furnacalis*; endoparasitoid; polyembryonic development; embryo

多胚发育是一种奇特的发育方式，与经典的有性繁殖和无性繁殖方式均有不同（Craig *et al*., 1997）。雌雄配子结合产生合子后，单个合子可以分裂并发育成多个胚胎（在膜翅目的一些昆虫中单个雌配子也可发育），后代的基因型和亲代不同，但后代之间是完全相同的。营专性多胚发育的动物包括水螅、吸虫、苔藓动物、棘皮动物、昆虫、犰狳等，它们中的绝大多数都是营寄生生活的（Craig *et al*., 1997）。营专性多胚发育的昆虫主要分布在膜翅目（Hymenoptera）和捻翅目（Strepsiptera）中，在膜翅目中主要分布在茧蜂科（Braconidae）、广腹细蜂科（Platygasteridae）、跳小蜂科（Encyrtidae）和螯蜂科（Dryinidae）（Strand and Grbic, 1997）这四个科中。这几个科的昆虫都是营寄生生活的，但营多胚发育的种类只占其中的一小部分。目前，对膜翅目昆虫专性多胚发育的研究主要集中在跳小蜂科（Encyrtidae）的佛州点缘跳小蜂 *Copidosoma floridanum* 上（Grbic *et al*., 1998; Donnell *et al*., 2004; Giron *et al*., 2004）。此外，对苹果巢蛾跳小蜂 *Ageniaspis fuscicollis* 与佛州多胚跳小蜂 *Litomastix floridana* 也有少量报道（Ivanova-Kasas, 1972），因此对多胚发育昆虫的胚胎发育过程的研究是非常有意义的。

寄生蜂在维持自然界中农林害虫数量的稳定上起着极其重要的作用。内寄生蜂通常将卵产在寄主体内，并在寄主体内发育。寄生蜂在寄主体内发育时不仅要面对寄主的免疫系统的攻击，还要调节寄主的生长发育，使得寄生蜂可以在充分利用寄主幼虫体内的养分来生长的同时又能保证自己在寄主体内正常发育。因此，了解寄生蜂在寄主体内的发育状况可以为将寄生蜂应用于农业害虫控制打下良好的基础。目前，对寄生蜂与寄主的相互关系的研究比较多，但研究内容多集中于寄生蜂因子对寄主生长发育的调控（Pennacchio and Strand, 2006），而对寄生蜂尤其对多胚发育的寄生蜂在寄主体内的发育状况的研究则较少，国内只有秦启联等（2000）进行了单胚发育的寄生蜂中红侧沟茧蜂在寄主棉铃虫体内的发育研究。

腰带长体茧蜂 *Macrocentrus cingulum* 是一种多胚发育的幼虫内寄生蜂，分布在我国浙江省以北的大部分地区，是重要农业害虫亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 的优势天敌。目前国内关于腰带长体茧蜂的报导主要集中于其田间寄生率的统计、生物学特性及其免疫逃避机制，对其在寄主体内的发育还未见报导（张安盛等，2003；Hu *et al*., 2003；冯从经等 2004；陆剑峰等，2006）。

本文通过定时解剖被寄生的寄主幼虫，初步了解了腰带长体茧蜂在寄主体内的发育过程和特点，并与多胚寄生性的佛州点缘跳小蜂在粉纹夜蛾体内的发育情况（Grbic *et al*., 1998）做了比较。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

腰带长体茧蜂 *M. cingulum* 原采自山西，自2004年从中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所引入中山大学（广州）。在温度（25 ± 1）℃，光周期16L∶8D，相对湿度70%条件下，腰带长体茧蜂被置于40 cm∶40 cm∶40 cm（长∶宽∶高）的木制养蜂笼中饲以20%蜜糖水。其寄主亚洲玉米螟 *O. furnacalis* 幼虫以人工饲料饲养（周大荣等，1979），成虫饲养条件同腰带长体茧蜂。

1.2　寄生

以4龄末期的亚洲玉米螟幼虫（典型特征是头壳与前胸背板明显分开）作为腰带长体茧蜂的寄主。首先将盛在培养皿中已取食新鲜玉米苗茎秆3 h的100头寄主幼虫置于养蜂笼中，然后在养蜂笼中按2∶1的蜂虫比放入一定数量的已充分交配的雌蜂，使其选择寄主进行寄生。在寄生活动进行1 h后，取出培养皿中的亚洲玉米螟幼虫放入人工饲料中饲养。最佳寄生时间为傍晚。初寄生的寄主幼虫与未寄生幼虫从外表和形态上没有任何区别，只有通过解剖寻找蜂卵或胚胎来判断寄生与否。寄生后3～4天的幼虫个体会比较粗壮，体色泛白，有透明感，在一定程度上可以同未寄生幼虫相区别。

1.3　解剖雌蜂及寄主幼虫获得腰带长体茧蜂卵与胚胎

1.3.1　蜂卵的获得：腰带长体茧蜂的卵非常微小（100 μm～30 μm），白色，略透明，很难与寄主幼虫体

内的组织相区别，因此从寄生的幼虫体内解剖得到蜂卵的难度比较大。寄生蜂的卵产于卵小管中，随着卵的成熟逐步上移到侧输卵管后，进入总输卵管，并在寄生寄主时通过尾针产入寄主体内。通过解剖观察可以判断位于蜂卵巢侧输卵管中的卵已经脱去滤泡细胞，为成熟卵。因此，部分蜂卵通过解剖雌蜂卵巢获得。首先将雌蜂至于冰上麻痹后，移入解剖皿中，然后用眼科镊将蜂腹部取下，丢弃上体。在解剖镜下（Leica 2000），用2个镊子分别夹住蜂腹部上端和尾针基部轻拉，然后将露出的卵巢取下。用镊子分别夹住左右卵巢轻拉，使卵巢从输卵管处断开，此时成熟的蜂卵就会从输卵管中滑落出来，用玻璃毛细管将卵移到载玻片上在显微镜下（Zeiss Axiostar Plus）观察。

1.3.2 蜂胚胎的获得：在寄生后的前4 h，每隔1 h取若干寄生后的玉米螟幼虫用于解剖观察，之后每12 h观察1次。首先将寄生后的幼虫至于冰上麻痹，用75%乙醇消毒体表，然后用解剖针将寄主幼虫的头、尾固定在蜡盘上。用解剖剪将虫体从腹部剖开，并用解剖针将体壁向两侧固定于蜡盘上。在剖开的组织上滴加适量含有抗生素的Pringle's昆虫生理盐水（氯化钠154 mmol/L、氯化钾2.7 mmol/L、氯化钙14 mmol/L、葡萄糖22.2 mmol/L、青霉素100 U/mL、链霉素100 μg/mL），用移液枪轻轻吹打幼虫组织数次后，吸取一定量的溶液涂在载玻片上置于显微镜（Leica Axiostar Plus）下观察。

1.4 寄生蜂卵与胚胎的测量

将解剖得到的寄生蜂卵和胚胎置于载玻片上在显微镜下使用测微尺测量由于寄生蜂卵为长椭圆形，分别测量卵的纵轴和横轴长度来计算其体积大小；而寄生蜂胚胎多为近圆形，因此取胚胎的直径来计算蜂胚胎的体积。随机取10枚蜂卵进行测量；之后每天随机取3个胚胎进行测量，重复3次。最后计算其平均值和标准误。

2 结果与分析

2.1 腰带长体茧蜂/亚洲玉米螟寄生体系

亚洲玉米螟幼虫分5个龄期，腰带长体茧蜂可以寄生所有龄期的亚洲玉米螟幼虫，但由于5龄幼虫反抗能力强，其被寄生率很低；而低龄幼虫被寄生后死亡率又较高，因此只有4龄末期的幼虫的寄生率高且被寄生后成活率也高。亚洲玉米螟4龄末期幼虫区别于其他龄期幼虫的典型特征是它的头壳与前胸背板明显分离（图1：A）。被腰带长体茧蜂寄生后，寄主幼虫的生长期被延长5~7天，虫体体积增大，且具有透明感，这可能与寄生时寄生蜂注入寄主体内的生长调节因子的作用有关。在实验室内以亚洲玉米螟4龄末期幼虫为寄主，在合适的蜂虫比例条件下，寄主幼虫被寄生4 h可以达到100%的寄生率。1头被寄生的寄主幼虫体内可以啮出20~100头蜂幼虫（图1：B，C），蜂幼虫啮出后整齐排列在寄主身体残骸上（图1：C），之后结茧化蛹。最后，所有的蜂茧会结集在一起形成一个集合茧（图1：D）。同一个集合茧内的蜂的性别有可能不同，这种茧被称为混合茧。

2.2 腰带长体茧蜂胚胎在寄主幼虫体内的发育

腰带长体茧蜂卵为无黄卵，卵质稀薄，卵壳薄，约100 μm~30 μm大小（图2：A）。通常1头寄主体内可能会被产入1或数枚卵。寄生蜂卵在被产入寄主体内前后已经开始卵裂，经过多次卵裂后，在卵壳内形成几十个初级胚胎细胞（图2：B）。卵产入寄主体内1天左右，初级胚胎细胞被从卵壳中释放出来（图2：C）。此时寄主幼虫处于4龄末期或5龄初期状态。寄生后1~2天，初级胚胎细胞多次分裂形成多个二级胚胎细胞，这些二级胚胎由胚外膜包裹在一起形成桑葚胚（图2：D）。此时寄主多处于5龄初期。寄生后3~5天，初级胚胎细胞持续分裂，桑葚胚内的胚细胞越来越多，直至二级胚胎细胞从膨大的桑葚胚中被释放出来形成单个的独胚（图2：E）；此外，桑葚胚可以通过胚外膜的缢缩进行增殖，形成更多的桑葚胚（图2：F）。这期间寄主处于5龄中期，生长状态正常，虫体比未寄生幼虫要大。寄生后5~8天，大部分独胚已进入胚带形成阶段，开始组织分化、形态建成（图2：G）。寄生后8~9天，胚带伸长，胚胎幼虫头尾清晰可辨（图2：H）。寄生后9~10天，胚胎幼虫身体伸展，分节基本完成，部分幼虫孵化，蜕去胚外膜（图2：I）。寄生后10~13天，孵化的幼虫在寄主内继续发育，并进行3次蜕皮。此时寄主内部组织基本被蜂幼虫耗尽，只剩表皮（图1：B）。寄生后13~14天，4龄幼虫钻出寄主体外，结茧、化蛹，此时寄主虫体已被瓦解只剩头壳（图1：C，D）。

2.3 在寄主体内发育过程中，腰带长体茧蜂胚胎体积的变化

腰带长体茧蜂卵的大小约为100 μm×30 μm，卵裂产生的初级胚胎细胞直径大小约为10 μm。初产生的胚胎细胞生长缓慢，细胞内进行持续的分裂，不

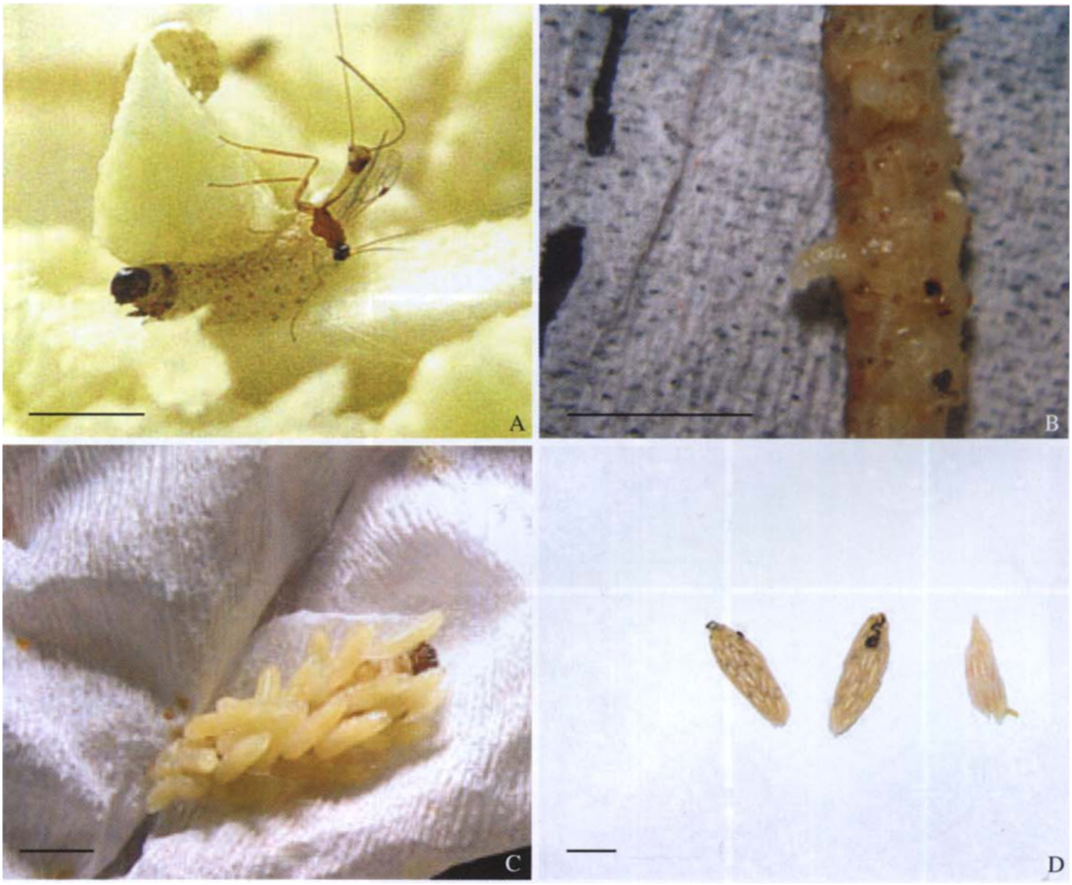

图1　腰带长体茧蜂与亚洲玉米螟寄生体系

Fig. 1　Sketch of *Macrocentrus cingulum*/*Ostrinia furnacalis* system

A：腰带长体茧蜂寄生适宜寄主幼虫，箭头符号指示寄主幼虫头壳与前胸背板明显分离 Suitable host larva for parasitization by *M. cingulum*，the arrow indicates that the head capsule was clearly apart from the pronotum in late stage larva of 4th instar of host；B：老熟蜂幼虫（箭头符号）从寄主体内啮出指示蜂幼虫 Eclosion of mature larvae of *M. cingulum* (arrow) from host larvae；C：寄主幼虫被蜂幼虫完全取食掉 Host larva was consumed by larvae of *M. cingulum*；D：腰带长体茧蜂的集合茧 Cocoons of *M. cingulum*. 比例尺 Bars = 0.5 cm.

断分裂产生大量二级胚胎细胞，这些细胞都被包围在胚外膜内形成了桑葚胚。初期的桑葚胚直径大小在300 μm左右，但在二级胚胎细胞被释放前，桑葚胚会缓慢膨胀，膨胀后的桑葚胚直径可以增大1倍以上。早期二级胚胎生长较缓慢，最初从胚外膜中释放出的二级胚胎细胞的直径在50 μm左右，产卵后第5天左右的独胚直径基本介于130 μm至180 μm之间。但到产卵后6天左右，当独胚开始形态建成过程，其体积则迅速增大，每天胚胎直径平均可以增大近300 μm，到幼虫孵化之前，胚胎直径已经增大到900 μm左右（图3）。同时在由卵发育成幼虫这个过程中，有近千个胚胎产生，但它们中的大多数不能发育成幼虫而在寄主体内消融。

3　讨论

佛州点缘跳小蜂 *Copidosoma floridanum* 是近十几年来研究得最多的一种专性多胚发育寄生蜂（Grbic *et al*.，1998；Donnell *et al*.，2004；Giron *et al*.，2004）。腰带长体茧蜂和佛州点缘跳小蜂从卵到幼虫啮出寄主体外都需要13天左右。佛州点缘跳小蜂每个卵产生出的蜂幼虫数约为2 000多个，远远多于腰带长体茧蜂每个卵产生的几十头幼虫。这与它们的发育特征和与各自寄主的适应有很大的关系。

在胚胎发育早期，即从卵裂到胚裂这段时间，这两种蜂的发育进度几乎一致，大概都需要3天的时间才开始胚裂。而从胚裂到幼虫孵化这个阶段，二者就有较大的差异。腰带长体茧蜂是一种幼虫寄生蜂，即卵直接产在寄主4龄幼虫的体内。由于此时寄主幼虫个体相对较大，有较为充足的养分支持，因此胚胎初期发育就很快。后来，随着蜂胚胎体积的迅速增加，空间和养料的限制使得蜂幼虫的生长速度减缓。相比之下，佛州点缘跳小蜂是一种卵-幼虫

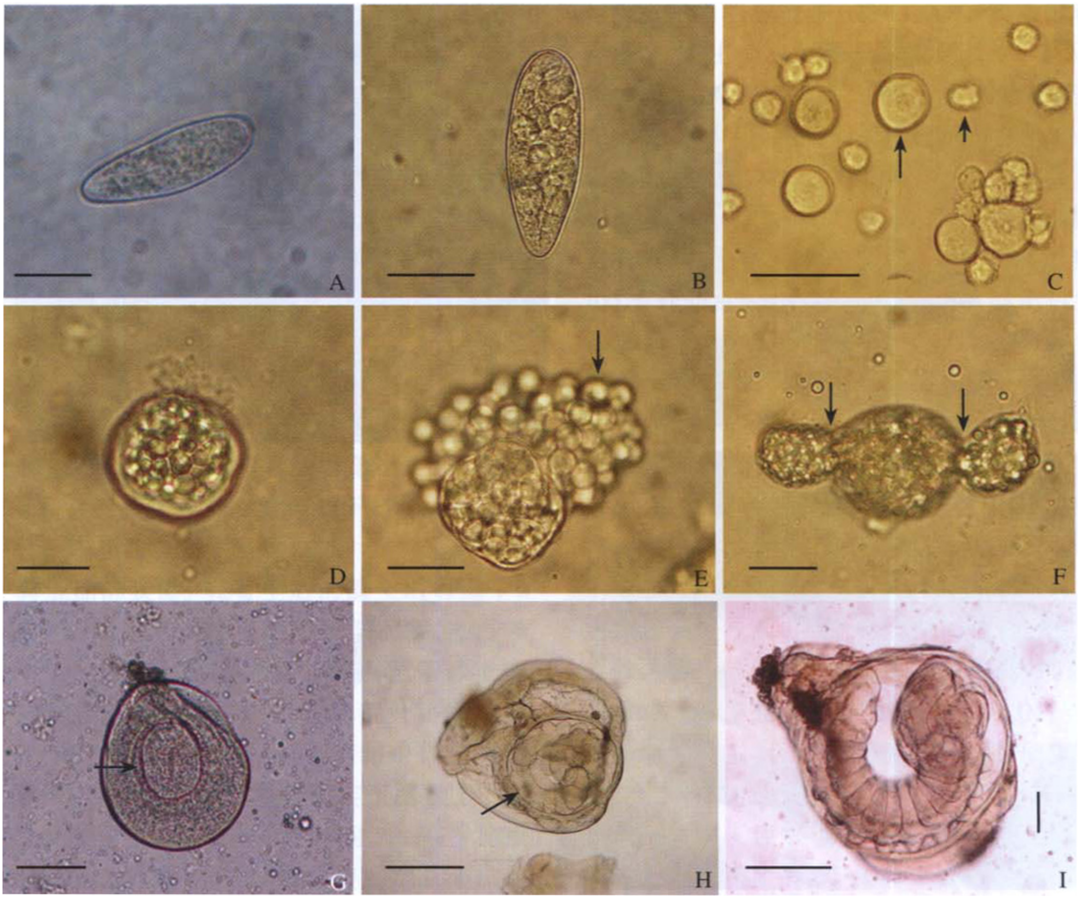

图 2 腰带长体茧蜂胚胎在寄主体内的发育过程

Fig. 2 Development of embryo of *Macrocentrus cingulum* in host hemocoel

A. **腰带长体茧蜂卵** Egg of *M. cingulum*；B. **数次分裂后的腰带长体茧蜂卵** Egg of *M. cingulum* after several times of cleavage；C. **从卵中释放的初级胚胎细胞，箭头符号指示胚胎，箭头指示寄主幼虫血细胞** Primary embryonic cells released from egg. The arrow indicates the embryo and the arrow head indicates the hemocyte of host larvae；D. **初级胚胎细胞在胚外膜内经过多次分裂形成含有多个二级胚胎细胞的桑葚胚** Embryos proliferate by continuous cellular division within the extraembryonic membrane to form a morula, in which dozens of secondary embryonic cells are contained；E. **二级胚胎细胞从初级胚胎细胞的胚外膜中释放出来** Secondary embryonic cells were released from extraembryonic membrane of primary embryonic cells；F. **桑葚胚可以通过胚外膜的缢缩进行增殖(箭头符号)** Morula proliferate by stricture of the extraembryonic membrane (arrows)；G. **胚带的形成** Formation of germband；H. **胚带的伸展** Extension of germband；I. **胚外膜内的晚期胚胎，头朝右侧** A late embryo within the extraembryonic membrane, head is to the right. **比例尺** Bars：A = 30 μm；B = 30 μm；C = 30 μm；D = 100 μm；E = 250 μm；F = 100 μm；G = 150 μm；H = 300 μm；I = 300 μm.

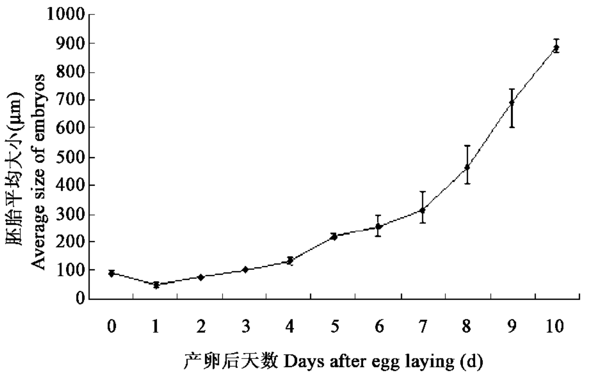

图 3 产卵后 10 天内腰带长体茧蜂胚胎大小变化

Fig. 3 Change in size of embryos of *Macrocentrus cingulum* in the first 10 days after oviposition

跨期寄生蜂，即雌蜂将卵产在寄主的卵中，随着寄主幼虫的孵化、发育而发育。当蜂初级胚胎开始胚裂时，寄主仍处在 1 龄幼虫阶段，此时由于寄主个体很小，为蜂胚发育提供的养料有限，就使得蜂胚一开始的发育呈低速状态。另外，佛州点缘跳小蜂每个卵要产生 2 000 多个幼虫，也会增加其胚胎发育时胚裂的时间。随着寄主幼虫龄期的增长，寄主体积增大的较快，蜂胚的发育就得到充足养料的支持，因此胚胎发育后期发育速度明显加快。此外佛州点缘跳小蜂胚胎发育早期速度较慢可能还和其产生早熟幼虫有关(Donnell *et al*., 2004)。早熟幼虫的存在一方面能够为生殖幼虫将来的发育清除障碍，另一方面，也会消耗养料资源，放缓整体发育的步伐。

秦启联等(2000)报导了一种独寄生的单胚发育的幼虫内寄生蜂——中红侧沟茧蜂在其寄主黏虫体内的发育。与腰带长体茧蜂一样中红侧沟茧蜂也生活在寄主幼虫的血淋巴中，但它的胚胎期非常短暂，一般少于 2 天，而腰带长体茧蜂的胚胎期约为 8～9 天。多胚发育寄生蜂的胚胎期与单胚发育种类相比明显延长是与多胚发育的特性相适应的。一方面分裂增殖大量的胚胎细胞需要一定的时间；此外，胚胎增殖产生的大量胚胎细胞发育成胚胎要吸收大量的营养，这些营养要远远多于独寄生寄生蜂一头蜂生长发育所需。亚洲玉米螟的虫体大小略小于黏虫，因此在短时间内无法提供大量充足的营养给幼蜂发育需要。而通过蜂胚胎发育速度的延缓和寄主幼虫生长期的适当延长(从正常的 5～8 天延长到 12～13 天)便可以较好地解决这个矛盾，此期间幼虫可以不断取食，提供给蜂胚胎持续的营养。而两种蜂的幼虫期基本上相同，为 5 天左右。腰带长体茧蜂蜂幼虫孵化时，寄主幼虫已经停止取食，蜂幼虫取食的是寄主体内残存的营养，待幼虫啮出体外时，寄主只剩下残存的表皮和头壳。相对胚胎，幼虫的生长有更多的主动性，它们可以随意移动身体，同时年轻幼虫还有大颚存在，可以增大它们的食物范围，能更充分的利用寄主幼虫体内的营养。

此外，中红侧沟茧蜂幼虫孵化后胚胎的浆膜层会产生一种畸形细胞，而在腰带长体茧蜂中则没有观察到这种现象，这可能是与各自的发育特征相适应的一种表现。

综上所述，不同寄生蜂在寄主体内的发育情况间都存在较大的差别，是各自不同繁殖策略的一种体现，都是对各自寄生生活的适应。

参 考 文 献 (References)

Craig SF，Slobodkin LB，Wary GA，Biermann CH，1997. The 'paradox' of polyembryony：A review of the cases and a hypothesis for its evolution. *Evolutionary Ecology*，11：127－143.

Donnell DM，Corley LS，Chen G，Strand MS，2004. Caste determination in a polyembryonic wasp involves inheritance of germ cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*，*USA*，101：10 095－10 100.

Feng CJ，Qiu HG，Qiu ZL，Fu WJ，2004. Effects of parasitism by *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera：Braconidae) on the activity of phenoloxidase in larvae of the Asian corn borer，*Ostrinia furnacalis* Guenée (Lepidoptera：Pyralidae). *Acta Entomol. Sin.*，47 (3)：298－304. [冯从经，邱鸿贵，邱中良，符文俊，2004. 腰带长体茧蜂寄生对亚洲玉米螟幼虫体内酚氧化酶活性的影响. 昆虫学报，47 (3)：298－304]

Giron D，Dunn DW，Hardy ICW，Strand MR，2004. Aggression by polyembryonic wasp soldiers correlates with kinship but not resource competition. *Nature*，430：676－679.

Grbic M，Nagy LM，Strand MR，1998. Development of polyembryonic insects：a major departure from typical insect embryogenesis. *Dev. Genes. Evol.*，208：69－81.

Hu J，Zhu XX，Fu WJ，2003. Passive evasion of encapsulation in *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera：Braconidae)，a polyembryonic parasitoid of *Ostrinia furnacalis* Guenée (Lepidoptera：Pyralidae). *J. Insect Physiol.*，49(4)：367－375.

Ivanova-Kasas OM，1972. Polyembryony in insects. In：Counce SJ，Weddington CH eds. Developmental Systems：Insects. Vol. 1. Academic Press，New York. 243－271.

Lu JF，Li Y，Chen XX，Fu WJ，2006. Morphology and ultrastructure of venom apparatus and ovary of the endoparasitoid，*Macrocentrus cingulum*. *Entomological Knowledge*，43(6)：818－821. [陆剑锋，李永，陈学新，符文俊，2006. 腰带长体茧蜂毒液器官和卵巢的形态学及其超微结构. 昆虫知识，43(6)：818－821]

Pennacchio F，Strand MR，2006. Evolution of developmental strategies in parasitic hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*，51：233－258.

Qin QL，Gong H，Ding C，Wang FH，2000. Embryogenesis and larval development of *Microplitis mediator* parasitizing *Mythimna separata* and occurrence of teratocytes. *Acta Entomol. Sin.*，43(3)：280－284. [秦启联，龚和，丁翠，王方海，2000. 中红侧沟茧蜂在粘虫体内的发育及畸形细胞发生. 昆虫学报，43 (3)：280－284]

Strand MR，Grbic M，1997. Development and evolution of polyembryonic insects. *Current Topics in Developmental Biology*，35：121－160.

Zhang AS，Feng JG，Yu Y，Zhang SC，2003. Research progress of *Macrocentrus linearis*. *Natural Enemies of Insects*，25(2)：89－92. [张安盛，冯建国，于毅，张思聪，2003. 螟虫长距茧蜂研究进展. 昆虫天敌，25(2)：89－92]

Zhou DR，Wang YY，Liu BL，Ju ZL，1979. Studies on the mass rearing of corn borer. Ⅰ. Development of a satisfactory artificial diet for larval growth. *Journal of Plant Protection*，7：113－122. [周大荣，王玉英，刘宝兰，剧正理，1979. 玉米螟的大量繁殖研究 Ⅰ：一种半人工饲料的改进. 植物保护学报，7：113－122]

(责任编辑：袁德成)